中華農業研究 (Jour. Agric. Res. China) 50(4): 10～22 (2001)

水稻雜種弱勢基因 *Hwc-1*, *Hwc-2* 之表現及其利用之研究

I. *Hwc-1*, *Hwc-2* 基因對農藝性狀之影響及台灣水稻品種之基因型探討[1]

曾東海[2] 王強生[3]

摘要：水稻爲自交作物，但栽培種仍有0～6%的天然雜交率，爲預防花粉污染，黑糯稻等有色品種，被列爲不鼓勵、不輔導的品種。雜種優勢廣泛地被研究與利用，而雜種弱勢之研究雖偶可見，但鮮有其利用之報告。水稻雜種弱勢係受一組互補基因 *Hwc-1* 與 *Hwc-2* 所控制，當此互補基因皆爲顯性時，植株表現生育弱勢。本試驗探討 *Hwc-1*, *Hwc-2* 基因對農藝性狀之影響及台灣水稻品種之基因型，當 F_1 具 *Hwc-1*, *Hwc-2* 基因型時，其苗高及株高呈現生長弱勢，穗數多只1穗，平均穗長約10.6cm；產量構成要素中穗重、穗數、一穗穎花數及單株穀重亦顯現雜種弱勢，但千粒重及稔實率之差異較小。調查雜種弱勢之 F_2 苗高，分析其生育弱勢與正常株之分離比，符合受一組互補基因控制之9：7分離比。一般水稻品種之基因型爲 *Hwc-1*, *hwc-2* 或 *hwc-1*, *hwc-2*，而Jamaica 則爲 *hwc-1*, *Hwc-2*，以107個台灣育成及4個引進之稉型與29個秈型水稻，共140個品種（系）與Jamaica進行檢交，結果有103組稉稻（佔92.79%）及4組秈稻（佔13.79%）之 F_1 呈現雜種弱勢，顯示，就 *Hwc-1* 基因而言，台灣極大部分稉稻爲顯性而秈稻多爲隱性。台灣水稻栽培約90%爲稉稻，若能育成具 *Hwc-2* 基因之黑糯品種，應可降低花粉污染問題，黑糯之栽培將可在稉稻栽培區列入輔導，提高農民栽培水稻之收益與意願。

關鍵詞：水稻、雜種弱勢、互補基因、秈稻、稉稻、花粉污染、天然雜交、有色米。

前　言

稻米爲國人的主食，亦爲臺灣主要農作物，栽培水稻已有數百年的歷史，但有系統的品種改良工作，則始於日本人據臺後；日人據臺初期除引進日本品種試種外，調查整理臺灣原有水稻品種，發現臺灣之水稻品種混雜情形甚爲普遍，尤其混雜紅米之程度極爲嚴重，影響稻米品質至鉅。自1906年起進行全島性的紅米去除工作(3)，至1921年計畫結束時，紅米幾乎從臺灣絕跡，對臺灣稻米品質之提昇有甚大的意義。

---

1. 行政院農委會農業試驗所研究報告第2089號。

2. 本所農藝系助理研究員、研究員。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。

3. 通訊作者，E-mail:cswang@wufeng.tari.gov.tw

水稻雖爲自交作物，其天然雜交率因種的不同而有差異，多年生野生稻如*O. perennis* complex 或*O. rufipogon*等爲7～56%，一年生的野生稻如*O. breviligulata*爲3～20%，栽培稻亦有0～6%[13]。因此，數年前當農民自行引進栽培「黑糯米」品種，因其具有「有色基因」，可能經由花粉飛散而污染一般栽培品種，致有降低稻米品質的疑慮。主管機關因此擔心，歷時15年動員全台相關人員『去紅米』的歷史在臺灣重演，而採取不推廣、不輔導的消極措施，但每期作仍有農民栽培「黑糯米」，雖然其栽培面積所佔比率極低，但問題仍懸而未決，實應謀防止或降低栽培「黑糯米」可能引起的花粉污染之良策，進而針對「黑糯米」栽培進行研究改良，以提昇農民的收益。隔離栽培，雖爲防止花粉污染的有效方法，但在自由意識下，實難有效地規範農民遵守；另一降低花粉污染率的方法，似可考量「如何使受花粉污染的天然雜交種子無法繁殖，以防止其擴散，或使其繁殖率降低而減少擴散」，而此功能須存在栽培品種（黑糯米）內，不待外力即可達成，才能達到目地。

雜種優勢已被廣泛地研究利用，種植雜種F_1提高作物產量，已然成爲趨勢。而雜種弱勢雖亦被研究，在1943年就有研究者指出作物具有雜種F_1弱勢，爾後許多學者亦提出相關的研究報告，在小麥雜種F_1有壞死 (necrosis) 或白化 (chlorosis) 現象 (Caldwell and Compton 1943[5]; Hermsen 1963[6] : Tsunewaki and Kihara 1962[19])，大麥則有雜種F_1致死 (lethal)、壞死或白化等三種弱勢現象[20]；1957年Oka提出在某些秈稻雜交時，其雜種F_1呈現弱勢[10]，Amamiya和Akemin於1963年報告[4]指出秘魯的栽培種Jamaica與日本品種如Norin 8等雜交，其雜種F_1之15日苗齡苗高爲其親本之40～60%，而其根長亦只有5～8%，呈現雜種弱勢，此種表現係受根抑制互補致死遺傳基因 (Root inhibiting complementary lethal genes) (L-r_1、L-r_2) 所控制；1983年Sato與Hayashi[14]指出，日本品種有94%與Jamaica之雜種F_1具有弱勢，而亞洲栽培之稉稻屬於溫帶者與Jamaica雜交亦具雜種F_1弱勢，但屬於熱帶之稉稻品種或秈稻則多數沒有或全無此現象，氏等認爲係受一對顯性互補基因控制，將此基因命名爲*L-2-a*、*L-2-b*。

Jamaica與某些品種呈現雜種F_1弱勢，係受一對顯性互補基因所控制，其互補基因型，Amamiya和Akemin於1963[4]認爲Norin 8之基因型爲L-r_1 L-r_1 ++，Jamaica之基因型爲++ L-r_2 L-r_2；Sato與Morishima[17]在1987之報告爲首度將雜種弱勢基因以*Hwc*命名，且將Jamaica之基因型定爲*Hwc-1*, *hwc-2*，並認爲*Hwc-1* = L-r_1 = *L-2-b*, *Hwc-2* = L-r_2 = *L-2-a*，與一般基因命名之常理不符，推測應爲誤植，是爲錯誤造成之始；所幸Sato、Sano及Nakagahra在1987於RGN (Rice Genteties Newsletter) 水稻基因符號統一命名報告中，將雜種弱勢基因三種符號予以統一，正確標示；亦即Jamaica之基因型爲*hwc-1*, *Hwc-2*【(lr_1、Lr_2) (*l-2-a*、*L-2-b*)】，一般亞洲水稻爲*hwc-1*, *hwc-2*【(lr_1、lr_2)、(*l-2-a*、*l-2-b*)】或*Hwc-1*, *hwc-2*【(Lr_1、lr_2)、(*L-2-a*、*l-2-b*)】，爲本報告引用之依據。

目前臺灣栽培之稉稻品種，多自日本引進再經改良而成，而日本品種及多數溫帶之稉稻品種具有*Hwc-1*、*hwc-2*基因，而Jamaica則具有*hwc-1*、*Hwc-2*基因[4, 9, 14, 16]。因此，當Jamaica與前述稉稻品種雜交，其雜種F_1將因顯性互補基因之作用而呈現雜種弱勢。如能針對臺灣栽培之稉稻品種之基因型進行調查，探討其與Jamaica雜交F_1之表現是否呈現雜種弱勢。換言之，臺灣水稻品種中有多少比率是具有*Hwc-1*、*hwc-2*基因型，若主要栽培品種皆或有極高比率是具有*Hwc-1*、*hwc-2*基因，則將Jamaica的*Hwc-2*基因導入「黑糯米」品種，育成具有*Hwc-2*基因型的「黑糯米」品種，供農民種植，當其花粉飛到臨區具*Hwc-1*基因的稉稻田，產生天然雜交時，當此稉稻做爲一般白米使用時，因其雜種F_1種子外觀品質與母本相似，且比率極低，故對品質之影響極小。若做爲再繁殖用時，其雜種F_1種子混在一般種子中，由於爲雜種弱勢，其生長將被抑制，甚至在生育中即死亡，因此將可降低或甚而無花粉污染問題。本試驗自民國80年第二期作開始，以Jamaica與臺灣主要栽培品種雜交，探討Jamaica特有的*Hwc-2*基因，對臺灣主要的水稻栽培品種之影響，並評估主要栽培品種中有多少是具*Hwc-1*、*hwc-2*基因型，作爲決定是否將*Hwc-2*基因轉移到「黑糯米」品種，育成具*Hwc-2*基因的黑糯米等有色種皮品種之依據。

材料與方法

自民國80年二期作開始，以具有*hwc-1*, *Hwc-2*基因型之Jamaica品種與臺農67號 (TNG67) 等4個稉稻品種（系）雜交，而後陸續再與臺灣之其他栽培品種或引進品種（系）雜交，至84年二期作止，累計與111個稉稻（含4個引進品種）及29個秈稻雜交，總共檢交140組合，這些雜交組合分別調查雜種F_1之苗高、生育情形與產能或F_2之苗高分離比，經檢交之品種（系）名稱詳如表6。

雜交方法係以傳統的溫湯去雄（母本以43℃之溫水浸7分鐘），剪去已開花及未成熟之穎花，並將雜交當日開花之穎花剪穎（剪去上部三分之一），待父本花粉成熟時，以集團授粉法授粉，再套上半透明紙袋，而後培育於溫室，待雜交種子成熟後（一般爲雜交後28～30天），剪下雜交穗於45℃乾燥之。

栽培方法係將親本及F_1同時種植，行株距爲28×16公分，三行區，每行種10株，單本植，順序排列，無重複，栽培時期及管理方法皆按慣行法進行。

分別於適當時期調查親本及雜種F_1之苗高、株高、分蘗數、穗長、穗重、一穗穎花數、稔實率、千粒重等農藝性狀，並調查F_2之苗高分離比，試驗結果以小區單株之平均值表示。

結　果

一、雜種F_1的苗高

爲探討雜種弱勢基因對水稻秧苗生長發育之影響，於民國84年二期作，調查65個Jamaica與稉秈雜交F_1組合及其部分親本（6個稉稻，5個秈稻）之20日苗齡的苗高（表1），試驗結果依稉秈稻分述如下：Jamaica與稉稻雜交F_1有46組合 (87%) 的平均苗高介於6.4～13.7cm，其總平均苗高爲9.3cm，明顯地矮於其親本之平均值15.4cm；另7組合Jamaica與稉稻【臺中181號 (TC 181)、新竹54號 (HC 54)、嘉南2號 (CN 2)、嘉南4號 (CN 4)、高雄137號 (KH 137)、高雄139號 (KH 139) 及嘉農242號 (CNG 242)】雜交F_1的平均苗高介於26.2～29.2cm，其總平均苗高爲27.2cm，高於其親本之平均值，顯示雜種優勢。在秈稻與Jamaica雜交F_1中，有8組合平均苗高介於27.0～34.4cm，其總平均苗高爲29.5cm，高於秈型親本之平均值16.0cm；另4(33%) 組合【臺中秈3號 (TCS 3)、嘉農秈6號 (CNS 6)、臺農秈18號 (TNGS 18) 及臺農秈19號 (TNGS 19) 與Jamaica】雜交F_1的平均苗高介於10.8～12.5cm，其總平均苗高爲11.5cm，明顯地矮於其親本之平均值。

表1. 稉秈稻與Jamaica及其F_1之20日平均苗高與變域。(1995-II)

Table 1. The average and range of seedling height (cm) of Jamaica F_1 hybrids and their parents at 20 days after sowing. (1995-II)

Type	Parent or hybrid	No.	Seedling height (cm)			
			Mean	STD	Min.	Max.
Japonica	Parents	6	15.4	1.19	13.6	17.1
	F_1 (normal)	7 [z]	27.2	1.06	26.2	29.2
	F_1 (weakness)	46	9.3	1.04	6.4	13.7
Indica	F_1 (weakness)	4 [y]	11.5	0.75	10.8	12.5
	F_1 (normal)	8	29.5	3.45	27.0	34.4
	Parents	5	16.0	2.21	13.9	19.6
Jamaica		1	25.6	1.83		

STD：standard deviation

[z] Crosses of TC181, HC54, CN2, CN4, KH137, KH139, CNG242 and Jamaica.

[y] Crosses of TCS3, CNS6, TNGS18, TNGS19 and Jamaica.

二、雜種 F_1 的生長勢

爲探討不同基因型對水稻植株各生育期之影響，於民國81年一期作，調查臺農67號 (TNG 67)、臺稉2號 (TK 2)、臺中189號 (TC 189)、臺稉育1578號 (TKY 1578) 與Jamaica等6個雜交組合 F_1 及親本於移植後28天、61天及收穫期之株高，調查結果詳如圖1，由調查資料顯示，臺農67號、臺稉2號與Jamaica正、反交之表現相同；在移植後28天，6個稉型 F_1 之株高均不及其較矮親本的二分之一；移植後61天 F_1 之株高差異更大，約爲其較矮親本的三分之一；收穫時 F_1 之株高皆矮於43.1cm，而其親本株高介於104.1～142.2cm，F_1 之株高約爲其較矮親本的三分之一；在分蘗方面，6個 F_1 組合在全生育期皆無分蘗產生，其親本在插秧後61天就有9.5～14.9支分蘗，到收穫期的穗數則有9.2～13.0穗（表3）。

爲了解雜種弱勢基因在不同期作對水稻生長發育之影響，於81年二期作水稻生育期間，調查臺農67號、臺稉2號、臺中189號、臺稉育1578、臺中在來1號 (TN 1)、臺中秈10號 (TCS 10) 與Jamaica等8個雜交組合 F_1 之株高變化，結果詳如圖2，由調查資料顯示，稉稻親本之14日苗齡的苗高約20cm，Jamaica與秈稻親本苗高約27cm，Jamaica與稉稻之雜交 F_1 的苗高爲8.2～10.8cm，而與秈稻雜交 F_1 的苗高約30cm，6個稉型 F_1 皆呈現雜種弱勢，且正反交的表現相似，而2個秈型 F_1 則顯現雜種優勢。在移植後31天，Jamaica與臺農67號等雜交之6個稉型 F_1 的株高介於14.1～16.5cm，其親本之株高爲52.5～58.5cm，而秈型臺中秈10號及臺中在來1號與Jamaica之 F_1 株高則爲83.4～92cm。移植後59天稉型 F_1 之株高介於22.3～25.2cm，稉型親本之株高則爲84.2～89.3cm，而秈型 F_1 之株高則爲124.5～130.7cm。移植後92天時稉型 F_1 之株高介於29.6～35.6cm，稉型親本之株高則爲100.5～105.1cm，而秈型 F_1 之株高則爲138.6～145.4cm；兩類型之雜種 F_1 之株高，在全生育期皆呈現極大之差異，稉型 F_1 之株高在各時期皆約爲秈型 F_1 的五分之一，亦約只有其稉型親本之三分之一，在各時期皆呈現雜種弱勢，且與第一期作（圖1）之表現相似。而秈型 F_1 呈現雜種優勢。

三、雜種 F_1 的株高與分蘗

調查17個稉稻及6個秈稻與Jamaica之雜種 F_1 及相關親本收穫期之株高與分蘗數（民國84年一期作），表2結果顯示，收穫期之株高與有效穗數，可明顯地分爲雜種優勢與雜種弱勢兩群；Jamaica之株高爲137.0cm，稉型親本之株高介於92.8～111.4cm，平均爲104.2 ± 5.06cm，秈型親本之株高介於89.3～110.7cm，平均爲100.4 ± 8.78；Jamaica之有效穗數爲8.4 ± 2.32穗，稉型親本之有效穗數介於10.2～14.4穗，平均爲12.2 ± 1.48穗，秈型親本有效穗數介於11.6～14.4穗，平均爲13.1 ± 1.31穗；其中16個 (94%) 稉稻雜種 F_1 之株高介於33.9～55.2cm，總平均爲41.5 ± 5.86cm，有效穗數爲1 ± 0（即皆無分蘗產生），由資料顯示，此類雜種 F_1 之株高僅爲其親本之33～50%，分蘗數之差異更大，呈現明顯的雜種弱勢；其中有一稉型臺農育92433號 (TNGY 92433) X Jamaica雜種 F_1 爲例外，其平均株高爲137.7 ± 4.76cm，有效穗數爲11.4 ± 3.27，株高與較高親本近似，分蘗則較親本多。秈稻雜交組合中臺中秈3號 (TCS 3) 及臺農秈18號 (TNGS 18) 與Jamaica之雜種 F_1 平均株高爲49.4～65.9cm，約爲較矮親本之二分之一，其雜種 F_1 有效穗數爲1.0～1.4穗，與親本（11.6～14.4穗）有極大的差異，也呈現雜種弱勢；另4個秈型雜種 F_1 之平均株高爲137.4～161.5cm，總平均爲151.1 ± 12.10cm，有效穗數爲10.5～13.8穗，總平均11.7 ± 1.54，此類之雜種 F_1 的株高或分蘗皆高於其親本，呈現雜種優勢。

四、雜種 F_1 產量構成要素之表現

民國80年第二期作以臺農67號等4個品種（系）與Jamaica雜交，次年第一期作種植其 F_1 及親本，收穫時調查穗數、穗長、穗重、千粒重、一穗穎花數與稔實率，調查結果詳如表3，由資料顯示；五個親本之穗長介於21.0～27.9cm，以Jamaica最長、臺中189號最短，5組合 F_1 穗長則介於6.8～10.8cm。親本之平均穗重介於3.68～5.82g，以臺稉2號最輕，最重者爲Jamaica，而5組合 F_1 穗重

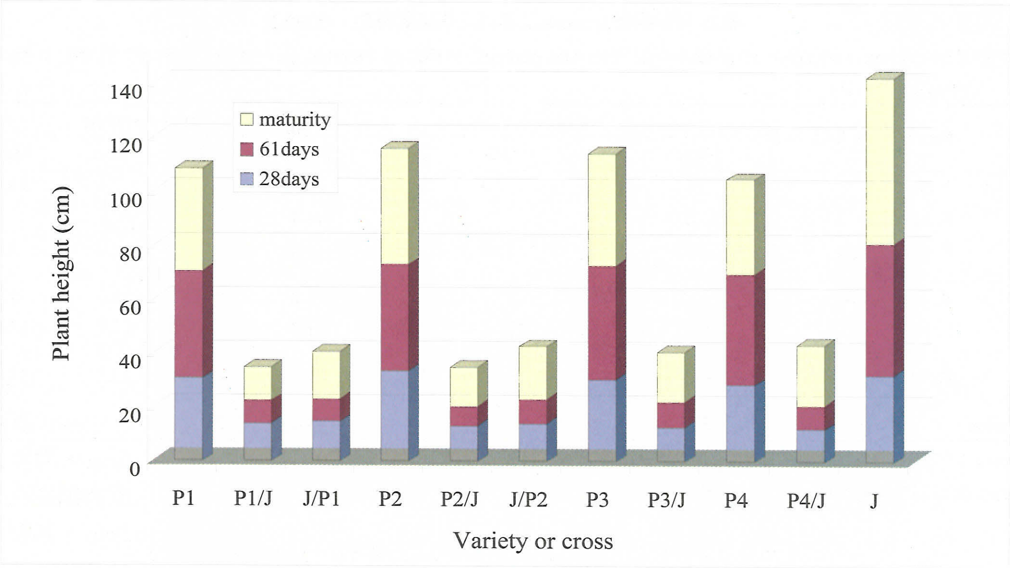

圖 1. 稉稻與 Jamaica 及其 F_1 在移植後各時期之株高 (cm)。(1992-I)

Fig. 1. The plant height (cm) of Jamaica, F_1 hybrids and parents at different days after transplanting. (1992-I) (P1=TNG67; P2=TK2; P3=TC189; P4=TKY1578; J=Jamaica)

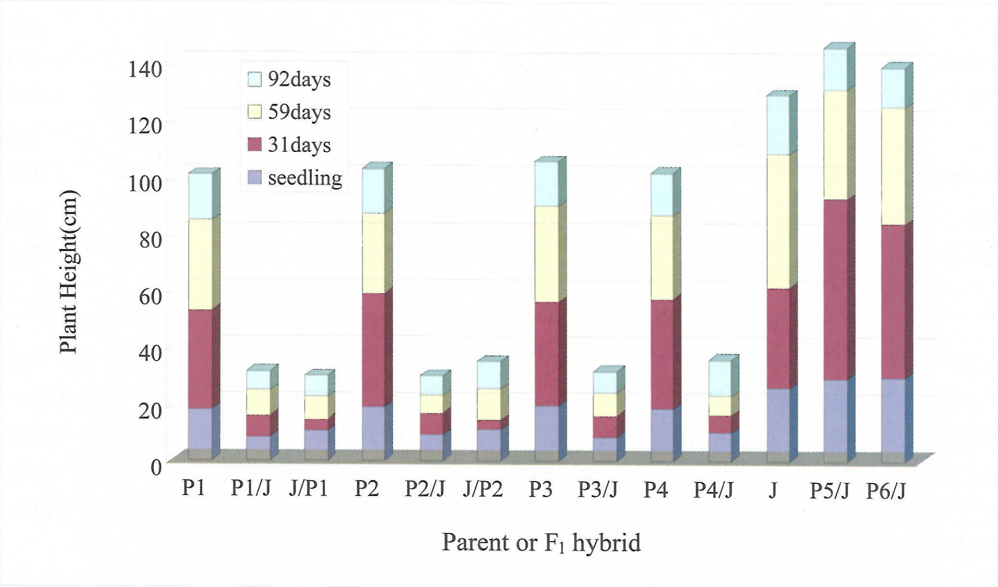

圖 2. 稉秈稻與 Jamaica 及其 F_1 之苗高與在移植後各時期之株高(cm)。(1992-II)

Fig. 2. The plant height of Jamaica, F_1 hybrids and parents at seedling and different days after transplanting. (1992-II) (P1=TNG67; P2= TK2; P3=TC189; P4=TKY1578; P5=TCS10; P6=TN1; J=Jamaica)

表2. 稉秈稻與Jamaica及其F_1之株高與穗數。(1995-I)

Table 2. The average and range of plant height (cm) and panicle number of Jamaica, parents and their F1 hybrid at maturity. (1995-I)

Type	Parent or Hybrid	No.	Plant height (cm)				Panicle number			
			Mean	STD	Min	Max	Mean	STD	Min	Max
Japonica	Parents	15	104.2	5.06	92.8	111.4	12.2	1.48	10.2	14.4
	F_1 (normal)	1[z]	137.7	4.76			11.4	3.27		
	F_1 (weakness)	16	41.5	5.86	33.9	55.2	1.0	0.0	1.0	1.0
Indica	F_1 (weakness)	2[y]	57.6	11.70	49.4	65.9	1.2	0.28	1.0	1.4
	F_1 (normal)	4	151.1	12.10	137.4	161.5	11.7	1.54	10.5	13.8
	Parents	6	100.4	8.78	89.3	110.7	13.1	1.31	11.6	14.4
Jamaica		1	137.0	6.67			8.4	2.32		

[z] Crosses ： TNGY92433 X Jamaica.

[y] Crosses of TCS3, TNGS18 and Jamaica.

表3. 稉秈稻與Jamaica及其F_1在收獲時之農藝特性。(1992-II)

Table 3. Agronomic characteristics of Jamaica, F_1 hybrids and their parents at maturity. (1992-I)

Parents or Hybrid	Plant height (cm)	Panicle			Spikelets / Panicle	Seed-set (%)	Kernel weight (g/1000)
		Number	Weight (g)	Length (cm)			
TNG67	108.3	12.7	4.42	21.1	208.0	86.4	22.94
Jamaica / TNG67	40.5	1.0	0.21	8.7	11.8	78.4	20.00
TK2	115.8	11.6	3.68	22.2	167.4	82.3	23.95
TK2 / Jamaica	34.8	1.0	0.13	6.8	9.3	70.3	15.38
Jamaica /TK2	42.5	1.0	0.19	8.3	11.3	77.1	21.37
TC189	114.1	11.3	4.32	21.0	204.2	88.9	22.03
TC189 / Jamaica	40.4	1.0	0.21	8.6	11.5	81.2	18.75
TKY1578	104.4	13.0	4.52	22.1	184.6	87.5	25.62
TKY1578 / Jamaica	43.1	1.0	0.37	10.8	17.0	85.3	24.14
Jamaica	142.0	9.2	5.82	27.9	201.2	94.8	29.14

介於0.13～0.37g，顯示雜種F_1穗重不及其親本之十分之一。親本千粒重介於22.03～29.14g，F_1之千粒重介於18.75～24.14g，各組合F_1之千粒重皆較其親本略輕。在一穗穎花數方面亦如同穗重，親本一穗穎花數介於167.4～208.0，F_1之一穗穎花數介於9.3～17.0，親本與F_1有極大之差異。稔實率亦以親本較高，介於82.3～94.8%，F_1之稔實率則介於70.3～85.3%。由這些資料顯示，雜種F_1除千粒重及稔實率與其親本之差異較小外，穗長、穗重、一穗穎花數等產量要素，皆與親本有極大的差異，呈現雜種弱勢。

爲進一步了解雜種弱勢對臺灣水稻品種之影響是否具有普遍性，於民國83年第二期作，將Jamaica與臺灣育成的17個稉稻及6個秈稻品種（系）雜交，次年第一期作收穫時調查各親本及F_1的穗部性狀發現，親本間的穗重、穗長、一穗穎花數、稔實率與千粒重都無明顯的差異（表4），但不論稉型或秈型的F_1，皆可明顯的分爲二群，此結果與株高及穗數之調查完全符合（表2）；秈稻與Jamaica雜交，其F_1僅有2組合（臺中秈3號、臺農秈18號大）顯現弱勢，另4組合則表現雜種優勢，其弱勢

表4. 稉秈稻與Jamaica及其F_1在收獲時之平均農藝特性與變域。(1995-I)

Table 4. The average and range of agronomic characteristics of Jamaica, F_1 hybrid and their parents at maturity. (1995 I)

Parents or Hybrid	No.	Panicle Weight (g)	Panicle Length (cm)	Spikelets Per Panicle	Seed-set (%)	1000-kernel Weight (g)
Japonica						
Parent	15	3.64 ± 0.62	20.1 ± 1.52	155.8 ± 27.5	92.49 ± 4.11	23.92 ± 2.13
		2.54～4.54	17.5～22.4	111.8～212.2	82.27～96.35	19.53～27.34
F_1 (normal)	1[z]	5.32	23.8 ± 2.59	201.1 ± 55.5	92.68	26.87
F_1 (weakness)	16	0.40 ± 0.17	10.6 ± 1.73	18.7 ± 6.77	84.90 ± 7.70	22.16 ± 2.90
		0.14～0.89	7.7～14.8	8.1～38.4	68.67～93.95	16.46～28.36
Indica						
F_1 (normal)	4	3.95 ± 0.55	26.7 ± 1.17	224.8 ± 31.09	45.18 ± 7.43	28.64 ± 0.28
		3.39～4.67	25.2～27.7	191.7～267.5	39.60～57.59	28.32～28.97
F_1 (weakness)	2[y]	0.47 ± 0.25	13.9 ± 1.82	27.2 ± 10.335	49.23 ± 2.90	25.68 ± 5.89
		0.29～0.64	12.7～15.2	19.9～34.	47.18～51.28	21.52～29.85
Parent	6	3.73 ± 0.68	23.7 ± 2.66	150.6 ± 21.55	90.21 ± 1.34	25.32 ± 1.41
		2.78～4.58	20.3～27.4	124.0～179.4	88.48～91.52	23.02～26.87
Jamaica	1	3.33	23.8 ± 1.63	118.3 ± 34.4	93.71	28.31

[z] Crosses ： TNGY92433 X Jamaica.

[y] Crosses of TCS3 and TNGS18 with Jamaica.

F_1的平均穗重為0.47 ± 0.25g，穗長為13.9 ± 1.82cm，一穗穎花數為27.2 ± 10.33個，稔實率為49.22 ± 2.90%，千粒重為25.68 ± 5.89g，而具雜種優勢之4個F_1的平均分別為3.95 ± 0.55g、26.7 ± 1.17cm、227.2 ± 31.09個、49.12 ± 7.43%、28.64 ± 0.28g，其親本之平均值分別為3.73 ± 4.58g、23.7 ± 2.66cm、150.6 ± 21.55個、90.21 ± 1.34%、25.32 ± 1.41g，由資料顯示此二群F_1除稔實率相似外，其他四項性狀皆有明顯的差異，秈型雜種弱勢F_1除千粒重與其親本相似外，穗重、穗長、一穗穎花數及稔實率皆呈現明顯差異。稉型親本之平均穗重、穗長、一穗穎花數、稔實率與千粒重分別為3.64 ± 0.62g、20.1 ± 1.52cm、155.8 ± 27.5個、92.49 ± 4.11%、23.92 ± 2.13g，稉稻與Jamaica雜交，其F_1有16組合顯現弱勢，只有臺農育92433號 X Jamaica一組具雜種優勢，16個稉型雜種弱勢F_1的平均穗重為0.40 ± 0.17g，穗長為10.6 ± 1.73cm，一穗穎花數為18.7 ± 6.77個，稔實率為84.90 ± 7.70%，千粒重為22.17 ± 2.90g，稉型雜種弱勢F_1除稔實率及千粒重與其親本略低外，而穗重、穗長、一穗穎花數則與親本呈現顯著差異，此與81年一期作的結果相符。而臺農育92433 X Jamaica之F_1每穗重5.32g，其穗長為23.8cm，每穗平均具有201.1個穎花，而稔實率則為92.68%，其千粒重為26.87g，明顯地與其他16個組合不同，亦較其親本優，顯現雜種優勢。

五、雜種F_2苗高的分離

將Jamaica與臺農67號、臺稉2號及臺中189號、臺稉育1578號與Jamaica四組合之雜種F_2及其親本種子，經浸種催芽後播種於秧田，14天後經鏟秧沖洗後調查其苗高，結果示於圖3，親本苗高分別為Jamaica 25.6 ± 1.83cm、臺農67號 17.9 ± 1.37cm、臺稉2號18.7 ± 1.61cm、臺中189號19.1 ± 1.03cm及臺稉育1578號18.2 ± 2.81cm；四組合F_2苗高皆在2.5cm～34cm之間呈雙峰分布，平均依序為16.9 ± 8.19cm、17.0 ± 9.09cm、15.7 ± 7.10cm及18.8 ± 7.47cm。若以18cm(分布頻度為0或較少)為界，可將F_2苗高劃分為兩部分，矮於18cm者為弱勢，高於18cm者為正常，則4組合的弱勢與正常

苗數分別爲50：49、60：59、41：31及83：90，經X^2測驗檢測一組互補基因之擬說，其實測值分別爲1.328、1.644、0.014及4.812，皆符合9：7之分離比。

民國85年7月10日以臺農67號及臺農70號與Jamaica雜交之兩組合雜種F_2種子，經浸種催芽後點播於49 × 39 × 15cm之塑膠盆，點播行株距爲3 × 2 cm，每盆播15行計285粒之F_2種子，並分別播雙親各9或10粒，每組合各播3盆；30天後調查苗高，所測得親本與F_2苗高之分布如圖4，臺農67號

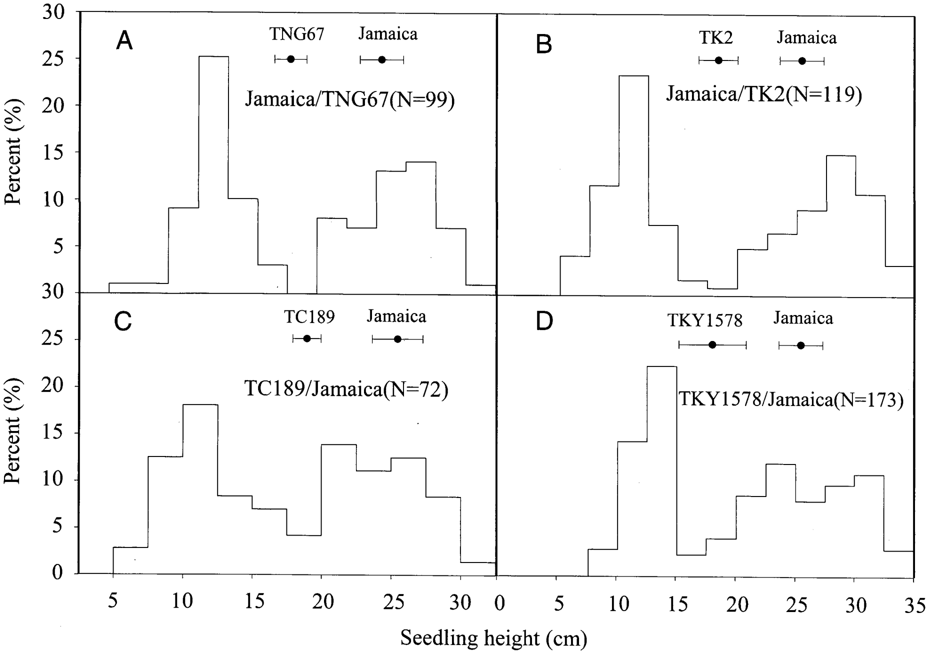

圖3. 與Jamaica雜交的F_2族群之苗高分布。(1992-II)

Fig. 3. Segregation of seedling height (cm) of F_2 populations derived from crosses of Jamaica.(1992-II)

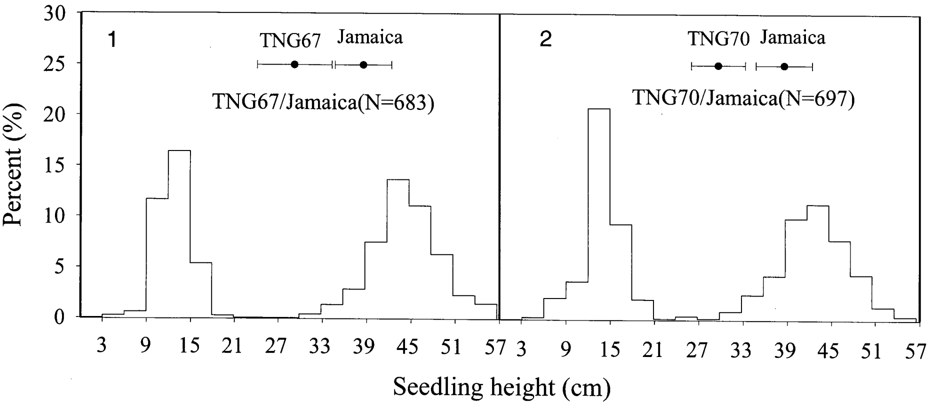

圖4. 與Jamaica雜交的F_2族群之苗高分布。(1996-II)

Fig. 4. Segregation of seedling height (cm) F_2 populations derived from crosses of Jamaica.(1996-II)

之平均苗高爲29.4 ± 5.13cm，臺農70號之苗高爲29.9 ± 3.67cm，而Jamaica之苗高爲38.9 ± 3.87cm，F_2苗高雖略有差異，但皆呈雙峰分布在2.5cm～57cm之間，兩組合F_2苗高總平均分別爲28.4 ± 16.45及26.4 ± 15.01cm；若以21cm爲界，則二組合的弱勢與正常苗數分別爲462：393及485：370，經X^2測驗其實測値分別爲1.704及0.078，均符合9：7之分離比。

六、臺灣水稻品種之雜種弱勢基因型檢定

Jamaica爲已被確定爲具有*hwc-1*、*Hwc-2*基因型之水稻品種[4, 14, 16]，自民國八十年第二期作至八十四年第一期作，以Jamaica爲材料與臺灣主要栽培品種或新育成之品種（系）雜交，調查其雜種F_1苗高或在本田之生長情形，由各項農藝性狀表現是否呈現雜種弱勢，判斷其基因爲*Hwc-1*或*hwc-1*；歷次檢定之結果，彙整如表5所示，檢交親本共140個品種（系），其中稉、秈稻分別爲111與29個品種（系），多數爲臺灣之栽培種或新育成之品系（詳如表6），僅4個稉稻（3個爲日本品種，1個爲美國品種）、5個秈稻爲引進品種；經調查分析判定結果，共有103個品種（系）佔92.79 %或92.52 %（不含引進品種）的稉稻品種（系）具有*Hwc-1*基因，而秈稻品種（系）中則只有4個品種（系）具有*Hwc-1*

表5. 以檢交法分析臺灣140個水稻品種之*Hwc-1*基因型。

Table 5. Analysis of the *Hwc*-1 genotype for 140 rice cultivars in Taiwan by test cross.

Type	No. of cultivar contains		Total number of cultivars
	Hwc-1	*hwc-1*	
Japonica	103(92.79%)	8(7.21%)	111
Indica	4(13.79%)	25(86.21%)	29
Total	107	33	140

表6. 經檢測分析判定臺灣140個水稻品種（系）雜種弱勢基因 (*Hwc-1*, *hwc-1*) 之基因型。

Table 6. Determination of the genotype (*Hwc-1* or *hwc-1*) for the 140 rice varieties cultivated in Taiwan.

Cultivar contains the *Hwc-1* genotype

Japonica

Chianan(CN) 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13; J692153; Hsinchu(HC) 24, 50, 51, 55, 56, 62, 64; Kwangfu(KF)1, 401; Kaohsiung(KH)6, 18, 24, 27, 140, 141; Kaohsiung Sel. (KHS) 1; Taichung(TC) 65, 145, 170, 176, 178, 179, 180, 187, 189; Taichung Sel. 6; Taiken(TK) 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11; Taiken Glutinous(TKW)1; Taiken Yu(TKY) 3540, 5207, 9198, 9386, 9480, 11942, 13034, 13120, 13212, 13345, 13556, 13632, 1578, 26415, 31961, 33787, 35025, 53231; Tainan(TN) 1, 2, 3, 4, 6, 9; Tainung(TNG) 16, 37, 38, 40, 45, 60, 61, 62, 67, 68, 69, 70, 72; Tainung Sel. (TNGS) 3; Tainung Yu(TNGY) 51103, 82649, 91636, 95031, 95049; Taipei(TP) 7, 8, 9, 10, 177, 301, 309; Taitung(TT)25, 26; Koshihikari; Kinuhikari; Hoshiyutaka; M401.

Indica

Chianung Sen(CNS)6; Taichung Sen(TCS) 3; Tainung Sen (TNGS)18, 19.

Cultivar contains the *hwc-1* genotype

Japonica

Chianan(CN)2, 4; Chianung(CNG)242; Hsinchu(HC)54; Kaohsiung(KH)137, 139; Taichung(TC) 181; Tainung Yu(TNGY) 92433.

Indica

Taichung Sen 10, 16, 17;Taichung Native(TN) 1; Taisen (TS)1; Tainan Sen(TNS) 15; Tainung Sen (TNGS)12; Tainung Sen Yu (TNGSY)115, 165; Tainung Sen Glutinous (TNGSW) 2; Kaohsiung Sen (KHS)7; Kaohsiung Sen Yu(KHSY) 392; Chianung Sen(CNS)11; Black waxy(BW)1, 2, 3; Ti-chueh-min-tang; Chu-tzu; Hsin-chu-ai-chueh-chien; I-kung-pao; IR8, 20, 56, 60; Java 14.

基因，佔13.79 %，參試各品種（系）所具有之雜種弱勢基因（*Hwc-1*或*hwc-1*）之基因型詳如表6。

討　論

水稻弱勢基因皆爲互補基因，已被提出的弱勢基因有顯性致死（*D-a, D-b*或*D-1, D-2*）、雜種白化(*hca-1, hca-2*)、F_2弱勢 (*hwb-1, hwb-2*) 及雜種弱勢[*Hwa-1(L-1-a), Hwa-2(L-1-b)* 及 *Hwc-1(L-2-a), Hwc-2(L-2-b)*]等[7, 8, 9]，這些弱勢基因多數僅在特定雜交組合出現。但*Hwc-1(L-2-a), Hwc-2(L-2-b)* 這組弱勢基因之*Hwc-2(L-2-b)* 僅存在特定品種中（如Jamaica），而*Hwc-1(L-2-a)* 則普遍存在稉稻品種中[4, 14]。Jamaica爲秘魯的水稻品種，1963年日人Amamiya及Akemine發現其與日本稻雜交呈現雜種弱勢，認爲係受一組互補基因所影響[4]，此雜種弱勢的表現異於常見的稉秈稻雜交之不和合性（一般爲雜種後裔的植株生育正常，而稔實率低）；其後雖有相關的雜種弱勢之研究，但未見有其利用之報告。本試驗主要目的在探討Jamaica特有的*Hwc-2*基因，對臺灣主要栽培品種的影響，及*Hwc-1*基因在臺灣水稻品種分布情形，進而了解其利用的可行性。

Jamaica在臺灣的表現爲植株高大、分蘗略少、穗大、千粒重較重，本試驗以Jamaica分別與臺灣主要稉、秈稻雜交，其F_1稔實率分別爲69～96%及40～58%，顯示明顯的差異性，Jamaica與稉稻有較佳的親和性，與Sato等[16]將Jamaica歸類爲稉稻之結果吻合。

由表1及圖2調查Jamaica與栽培品種雜交F_1之苗高得悉，多數的稉型F_1呈現雜種弱勢，且正反交與一、二期作均有相似的表現，而秈型F_1顯現雜種優勢較多。當雜種弱勢F_1種子分別播種時，其苗高不及一般品種（親本）的二分之一，此結果與Amamiya及Akemine的報告相同[4]。因此，當F_1雜種弱勢之種子與一般種子混合播種時，推測將因生長競爭，兩者之差距應更大；當一般種子之苗高已至適當的插秧期時，雜種弱勢F_1的苗仍矮小，插秧後將無法與其他秧苗競爭，甚至將因浸於水中而死亡，故雜種弱勢F_1的種子，再繁殖的機會極微。

由調查Jamaica與栽培品種雜交F_1移植後的生長勢得悉，在移植後約一個月時，雜種弱勢F_1之株高不及其較矮親本的二分之一；移植後約二個月時F_1之株高約爲其較矮親本的三分之一；收穫時F_1之株高約爲其較矮親本的三分之一；且全生育期皆無分蘗產生；正反交後代的生長勢一樣；且在二個不同期作的表現也頗一致（圖1、2），此結果亦與Amamiya及Akemine的報告相似[4]。民國84年第一期作，調查17個稉稻及6個秈稻與Jamaica之雜種F_1及相關親本收穫期之株高與分蘗數（表2），結果亦如82年第二期作相同之調查結果；Jamaica之株高爲137.0cm、有效穗數爲8.4穗，稉型親本之平均株高爲104.2 ± 5.06cm、有效穗數爲12.2 ± 1.48穗，稉稻雜種F_1中有16個 (94%) 組合之平均株高介於33.9～55.2cm，總平均爲41.5 ± 5.86cm，有效穗數爲1，皆無分蘗產生；這係雜種F_1在單株栽培時的生長情形，若在混合播種移植的情形下，在生長競爭下，雜種弱勢F_1的生長勢將受抑制，生育更遲緩，或在生育期中因競爭弱勢而死亡。Amamiya及Akemine的報告亦指出，雜種弱勢種子在溫室種植時，只有17～80%能抽穗結實，移至田間則僅有7%抽穗，故在早期*Hwc-1, Hwc-2*被稱爲互補致死基因[4]。

雜種弱勢F_1的種子，歷經苗期及本田期的生長競爭，如未因生長抑制、死亡，而達到成熟期，由歷次調查資料顯示，在分別種植下，雜種弱勢F_1幾乎沒有分蘗，且一穗穎花數皆少於40個，甚至少於10個，稔實率亦較低（比親本約低10%），綜合評估其產能不及其親本的百分之一。推測，當具雜種弱勢種子在混合栽培條件下，其產能將更爲降低，故經由花粉污染而天然雜交的種子，再傳播擴散的機率應極低。

目前臺灣水稻皆以聯合收穫機收穫，因其刈取處理（脫粒）的適當範圍爲55～130cm，因此收穫機割下的稻桿短於55cm時，將很難被脫粒，其稻穗將混雜於稻草中而被棄置於田中。具雜種弱勢F_1的植株，在個別栽培情形下，成熟期株高約只40cm，聯合收穫機收穫時其刈取高度將不及35cm，而在

混植競爭情形下，其株高將更矮，因此雜種弱勢的F_1植株，以收穫機收割時，其穗部將無法被送到脫穀部，其種子將混於稻桿中被切除而丟棄，因此所收穫的種子中，將不會混雜雜種F_2的種子，或其混雜機率微乎其微。

本試驗檢交的粳稻品種（系），以臺灣育成者爲主（詳如表6），檢測品種包括：臺粳1～11號等新育成與當前之主要栽培品種及常用的親本品種或新育成之品系，由本試驗結果得知，其中有92.79%具有*Hwc-1*基因，此一結果與1983年Sato與Hayashi[14]的報告相符。本試驗發現，具有*hwc-1*基因之粳稻品種爲：嘉農242號 (CNG 242)、嘉南2號 (CN 2)、嘉南4號 (CN 4)、臺中181號(TC 181)、高雄137號 (KH 137)、高雄139號 (KH 139)、新竹54號 (HC 54) 與臺農育92433號 (TNGY92433) 等8個品種（系），其中除了臺農育92433號外，皆爲老舊品種，這些老品種除了高雄139號，在東部地區仍有少量種植外，其他品種已鮮爲農民種植。因此，概括言之，臺灣一般農民栽培之粳稻均爲具有*Hwc-1*基因之品種，且臺灣水稻栽培品種以粳稻爲主，約佔總面積之90%，因此當栽培具有*Hwc-2*基因之黑糯品種時，其臨近之粳稻田，即使因天然雜交而受「有色基因」的花粉污染，產生具有色基因的雜種種子，亦將因前述之苗期競爭，本田期競爭，產能較低及收穫時漏失等諸因素，使花粉污染（天然雜交）產生雜種種子之問題得以解決，或將其污染可能性降至最低程度。因此，如能將*Hwc-2*基因轉移至黑糯等有色種皮之品種中，育成含「*Hwc-2*基因」的有色優良品種，應具有其意義，農民栽培黑糯稻將可受到輔導，提高農民之栽培選擇性及收益，亦可避免農民私自留種栽培所產生的問題。目前，我們已利用回交將*Hwc-2*基因轉移至數個黑糯稻之優良品系，正進行農藝性狀與產量之評估，期盼能育成具*Hwc-2*基因型的有色種皮之優良品種；若能達成目標，推介農民栽培，雖然無法全面防止花粉污染問題，但因臺灣以栽培粳稻爲主（約90%）[1]，在非秈稻栽培區，將可解決或減緩極大部分的農民私自種植「黑糯米」品種之潛在危險，農民亦可受良好的輔導，使稻作產業能多樣化，增加農民栽培的選擇性與收益。未來亦將利用分子遺傳技術篩選雜種弱勢基因之分子標誌與相關基因，並探討雜種弱勢基因之作用機制。

誌　　謝

感謝國立中興大學農藝系蔡國海教授提供卓見及Jamaica稻種，使本試驗得以順利進行。Jamaica最初係由日本遺傳資源中心Sato, Y. I.教授提供，謹致謝意。

引用文獻

1. 行政院農業委員會。2000。台灣糧食統計要覽。行政院農業委員會。
2. 松尾孝嶺。1990。稻學大成第三卷：遺傳編。農山漁村文化協會。東京。pp.250。
3. 磯永吉。1944。水稻耕種法講演。台灣農會。pp.417。
4. Amamiya, A., and Akemine, H. 1963. Biochemical genetic studies on the root growth inhibiting complementary lethal of rice. plant. Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. Jpn. D10: 139-226.
5. Caldwell, R. M., and Compton, L. E. 1943. Complementary genes in wheat causing a progressive lethal necrosis of seedlings. J. Hered. 34: 66-70.
6. Hermsen, J. G. Th. 1963. Sources and distribution of the complementary genes for hybrid necrosis in wheat. Euphytica 12: 439-452.
7. Kinoshita, T. 1989. Report of Committee on Gene Symbolization, Nomenclature and Linkage Groups. RGN 6: 2-29.
8. Kinoshita, T. 1991. Report of Committee on Gene Symbolization, Nomenclature and Linkage Groups. RGN 8: 2-37.
9. Kinoshita, T. 1995. Report of Committee on Gene Symbolization, Nomenclature and Linkage Groups. RGN 12: 9-153.
10. Morishima, H., and Oka, H. I. 1981. Phylogenetic differentiation of cultivated rice, XXII. Numerical evaluation of the Indica-Japonica differentiation. Jpn, J. Breed. 31: 402-413.
11. Nakaghara, M., Akihama, T., and Hayashi, K. 1975. Genetic variation and geographic line of esterase isozymes in native rice

varieties. Jpn. J. Genet. 50: 373-382.

12. Oka, H. I. 1957. Phylogenetic differentiation of cultivated rice, XV. Complementary lethal genes in rice. Jpn, J. Genet. 32: 83-87.
13. Oka, H. I. 1988. Ecology and population biology of common wild rice. in: Origin in Cultivated Rice. Tokyo. PP. 25-56.
14. Sato, Y. I., and Hayashi, K. 1983. Distribution of the complementary genes causing F1 weakness in the common rice and its wild relatives. I. L-2-a gene in Asian native cultivars. Jpn. J. Genet. 58: 411-418.
15. Sato, Y. I., Mayashi, S., and Hayashi K. 1984. The genetic basis of hybrid chlorosis found in a cross between two Japanese native cultivars. RGN 1:106-107.
16. Sato, Y. I., Sano, Y., and Nakagahra, M. 1987. Gene symbols for gametic effect, sterility and weakness. RGN 4:46-51.
17. Sato, Y. I., and Morishima, H. 1987. Studies on the distribution of complementary genes causing F_1 weakness in common rice and its wild relatives. 2. Distribution of two complementary genes, *Hwc*-1 and *Hwc*-2 gene in native cultivars and its wild relatives of tropical asia. Euphytica 36: 425-431.
18. Sato, Y. I., and Morishima, H. 1988. Distribution of the genes causing F_2 chlorosis in cultivars rice of the Indica and Japonica types. Theor. Appl. Genet. 75: 723-727.
19. Tsunewaki, K., and Kihara, H. 1962. Comparative gene analysis of common wheat and its ancestral species. I. Necrosis. Jpn. J. Genet. 37: 474-484.
20. Wiebe, G. A. 1934. Complementary factors in barley giving a lethal progeny. J. Hered 25: 272-274.

Studies on the Influence and Application of the Hybrid Weakness Complementary Genes : *Hwc-1* and *Hwc-2* in Rice *Oryza sativa*

I. The Influence of *Hwc-1* and *Hwc-2* Genes on Agronomic Traits and Genotypic Investigation of Rice Cultivars in Taiwan [1]

Tung-Hai Tseng[2] and Chang-Sheng Wang[3]

Summary

As a self-pollinated crop, 0-6 % natural pollination rate were still observed in the cultivated rice, *Oryza sativa*. To prevent the pollen contamination, the colored rice such as red and black waxy rice varieties were neither encouraged nor introduced to the farmers. The hybrid vigor has been studied and utilized in rice for a long time nonetheless little was known on the hybrid weakness. It was reported that in rice the hybrid weakness is controlled by a set of complementary genes: *Hwc-1* and *Hwc-2*. In this report, we study the influence of the *Hwc-1*, *Hwc-2* genes on the agronomic traits of the F_1 and investigate the genotype of rice cultivated in Taiwan. When the F_1 plants contain both *Hwc-1* and *Hwc-2* genes they present significant hybrid growth weakness on the seedling and plant height. At maturity, most of F_1 hybrids of Jamaica have only one panicle with an average length at 10.6cm ; the yield components: panicle weight, panicle number, spikelet number per panicle, and grain weight per plant also showed hybrid weakness however 1,000 grain weight and seed-set rate were not influenced. The F_2 seedlings height segregated as 9 (growth weakness): 7 (normal) indicated that the hybrid weakness was controlled by a set of complementary genes. In general, rice varieties have either *Hwc-1*, *hwc-2* or *hwc-1*, *hwc-2* genotypes however the Jamaica variety contains *hwc-1*, *Hwc-2* genotype. To investigate the genotype of rice cultivated in Taiwan, 140 test crosses were made by crossing Jamaica with 111 Japonica (Ken-rice) and 29 Indica (Sen-rice) varieties (lines). The results showed that 103 (92.79%) crosses of Ken-rice and 4 (13.79%) crosses of Sen-rice showed F_1 hybrid weakness indicating that the dominant *Hwc-1* gene exits in most of the Ken-rice however, most Sen-rice contain the recessive *hwc-1* genotype. More than 90% rice cultivated in Taiwan are Ken-varieties therefore, if the *Hwc-2* gene of Jamaica were introduced to the colored rice varieties that will be able to eliminate the pollen contamination from colored-rice by the expression of hybrid weakness, and hence increase the farmers' willingness and earning of rice cultivation..

Key words : Rice, Hybrid weakness, Complementary genes, Indica, Japonica, Pollen contamination, Natural pollination, Colored rice.

---

1. Contribution No.2089 from Taiwan Agricultural Research Institute, Council of Agriculture.

2. Respectively, Assistant Agronomist and Geneticist. Laboratory of Molecular Genetics, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.

3. Corresponding author, E-mail:cswang@wufeng.tari.gov.tw